Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Zuzana Hudáková

Ekologické vlastnosti arbuskulárně mykorhizních hub a jejich význam pro hostitelské rostliny

Trait ecology of arbuscular mycorrhizal fungi

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Kohout, Ph.D.

Praha, 2021

Poďakovanie

Týmto by som sa chcela poďakovať svojmu vedúcemu práce Mgr. Petrovi Kohoutovi, Ph.D. za jeho cenné rady, pomoc a ústretovosť pri písaní bakalárskej práce.

Čestné vyhlásenie

Čestne vyhlasujem, že uvedenú prácu som vypracovala samostatne s použitím uvedenej literatúry. Elektronická a tlačená forma diela sú z hľadiska obsahu identické. Táto práca, ani jej podstatná časť nebola predložená k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

Praha dňa ....

vlastnoručný podpis

Abstrakt

Arbuskulárna mykorhíza je typ mutualisticko-symbiotického vzťahu medzi hubami oddelenia *Glomeromycota* a koreňmi vyšších rastlín, ktorý je spomedzi všetkých typov mykorhízy na svete najrozšírenejší. Je založený na výmene látok, pričom mykorhízna huba poskytuje rastline minerálne živiny a ochranu proti patogénom a stresu, za čo jej rastlina dáva svoje asimiláty. Fylogenetické členenie tohto oddelenia nie je celkom jednoznačné a poznáme dva rôzne názory na ich rozdelenie do taxonomických skupín, a to podľa morfológie spór alebo pomocou molekulárnych metód na základe sekvencie rDNA. Cieľom práce je charakterizovať vplyv rôznych taxónov oddelenia *Glomeromycota* na hostiteľa na základe ich spór a preferovaného druhu mycélia, ktoré tvoria. Od toho sa zároveň odvíjajú možnosti huby, akými dokáže život hostiteľa ovplyvniť.

Kľúčové slová: arbuskulárna mykorhíza, arbuskulárne mykorhízne huby, *Glomeromycota*, spóry, intraradikálne mycélium, extraradikálne mycélium, funkčné znaky

Abstract

Arbuscular mycorrhiza is a type of mutualistic symbiosis between fungi of the *Glomeromycota* division and the roots of vascular plants, which is the most common kind of mycorrhiza in the world. It is based on the exchange of substances, where the mycorrhizal fungus provides the plant with mineral nutrition and protection against pathogens and stress, and its plant host returns its products of assimilation. The phylogenetic classification of the division is equivocal, and we recognise two views on their categorisation into taxonomic groups, according to the morphology of their spores or by molecular methods, which is based on the rDNA sequence. The aim of the work is to characterise the influence of different taxa of the *Glomeromycota* division on the host based on their spores and the type of mycelium they prefer to form. This also affects the possibilities of the fungus, by which it can influence the life of the host plant.

Key words: arbuscular mycorrhiza, arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomeromycota*, spores, intraradical mycelium, extraradical mycelium, functional traits

OBSAH

Zoznam skratiek i

Úvod 1

1 Charakteristika arbuskulárnej mykorhízy ako mutualistického symbiotického vzťahu rastlín a húb 2

2 Arbuskulárne mykorhízne huby 5

2.1 Taxonómia arbuskulárne mykorhíznych húb 5

2.2 Charakteristika arbuskulárne mykorhíznych húb 7

2.2.1 Charakteristika spór 9

2.2.2 Charakteristika extraradikálneho mycélia 11

2.2.3 Charakteristika intraradikálneho mycélia 12

3 Vplyv rôznych druhov arbuskulárne mykorhíznych húb na rastliny 13

3.1 Vplyv na príjem živín 14

3.2 Vplyv na príjem vody 15

3.3 Vplyv na ochranu proti patogénom 17

Záver 19

Použitá literatúra 20

A Prílohy 31

A.1 Fylogenetický strom ríše huby 31

Zoznam skratiek

AM – arbuskulárna mykorhíza

AMF – arbuskulárne mykorhízne huby z anglického Arbuscular Mycorrhizal Fungi

CMN – spoločná myceliálna sieť z anglického Common Mycelial Network

CSSP – spoločná symbiotická signálna dráha z anglického Common Symbiotic Signalling Pathway

ERM – extraradikálne mycélium

IRM – intraradikálne mycélium

LSU/SSU rDNA – veľká/malá podjednotka ribozomálnej DNA z anglického Large/Small Sub-Unit

PAM – periarbuskulárna membrána z anglického Periarbuscular Membrane

Úvod

Arbuskulárna mykorhíza je typ symbiotického mutualistického vzťahu medzi koreňmi vyšších rastlín a húb a patrí medzi najrozšírenejší druh mykorhízy. Najstaršie záznamy o ich existencii siahajú až do éry neskorého ordoviku v prvohorách. Sú známe štúdie, ktoré dokazujú prítomnosť arbuskúl charakteristických práve pre AM nachádzajúcich sa v stielke prvých suchozemských rastlín – pečeňoviek (*Marchantiophyta*) a rožtekov (*Anthocerotophyta*) už pred 450 miliónmi rokov (Brundrett 2002). Oddelenie *Rhyniophyta* je prvé oddelenie cievnatých rastlín, v ktorých boli nájdené mykorhízne podzemky s morfologicky podobnými spórami tým dnešným. Dané záznamy sa zachovali vďaka tzv. rhýniovým rohovcom (Rhynie chert), čo sú fosílie staré asi 400 miliónov rokov (Brundrett, Tedersoo 2018).

Pre arbuskulárnu mykorhízu platí, že huba rastlinu zásobuje vodou a fosforom a rastlina na oplátku hube dodáva významné metabolity, produkty fotosyntézy, ktoré huba využíva na výstavbu svojho tela (Luginbuehl, Oldroyd 2017). Ďalšou dôležitou vlastnosťou týchto húb je možná ochrana svojich hostiteľských rastlín pred stresom. Komunikácia medzi hubovými jedincami je v pôde zabezpečovaná prostredníctvom anastomózovaných hýf v spoločnej myceliálnej sieti (Giovannetti *et al*. 2001), čo môže ovplyvňovať aj zložitejšie ekologické vzťahy. Práca je na základe týchto poznatkov rozdelená do troch kapitol a postupuje od všeobecných ku konkrétnejším charakteristikám.

Prvá kapitola obsahuje všeobecnú charakteristiku arbuskulárnej mykorhízy. Okrem základných informácií sú v nej popísané aj podmienky predchádzajúce naviazaniu mykorhízneho vzťahu a procesy k nemu vedúce. V krátkosti je uvedené využitie uhlíkatých látok hubou a definovaný je aj efekt vybraných prvkov na výživu rastlín.

V druhej kapitole sú riešené unikátne znaky arbuskulárne mykorhíznych húb a možné spojitosti s ich životnými stratégiami. Popísané je taxonomické zaradenie, i čo viedlo k jeho vytvoreniu, v prílohe sa nachádza fylogenetický strom ríše huby. Zvyšok tejto kapitoly sa delí na časť o spórach a o tvorbe preferovaného typu mycélia, pretože od týchto hlavných zložiek pravdepodobne závisia aj charakteristické znaky a životné stratégie popisovaných čeľadí.

Treťou kapitolou sa na vybrané situácie aplikujú nazbierané poznatky z predchádzajúcich kapitol o rozdieloch medzi jednotlivými taxónmi.

Cieľom práce je oboznámiť sa s oddelením *Glomeromycota* a osvojiť si jeho základné charakteristiky. Je snahou poukázať na jeho význam, a to nielen pre život rastliny, ale aj pre zefektívnenie existencie celých rastlinných spoločenstiev.

1 Charakteristika arbuskulárnej mykorhízy ako mutualistického symbiotického vzťahu rastlín a húb

Mutualistická symbióza je z ekologického hľadiska vzťah medzi organizmami, z ktorého prosperujú obe zúčastnené strany. Látková výmena medzi rastlinou a hubou v rámci mykorhízy, kde huba od rastliny získava množstvo polysacharidových produktov fotosyntézy a naopak rastline dodáva vodu a minerálne živiny ako sú dusík a fosfor, ovplyvňuje celosvetový kolobeh týchto prvkov v prírode (Harrison 2012). Arbuskulárna mykorhíza (AM) je typ mutualistického symbiotického vzťahu, ktorého názov pochádza z gréčtiny a vznikol spojením slov huba a koreň (merriam-webster.com 2021). Ide teda o vzťah medzi koreňmi vyšších rastlín a mykorhíznymi hubami, ktorý je popísaný u asi 72 % druhov cievnatých rastlín (Brundrett, Tedersoo 2018), čím sa stáva najčastejším mykorhíznym typom. AM je tvorená najmä s rastlinnými taxónmi *Bryophyta*, takmer všetkými zástupcami *Pteridophyta*, *Gymnospermae* a s veľkou časťou zástupcov oddelenia *Angiospermae* (Smith, Read 2009). Okrem ďalších typov mykorhíznych rastlín, ktorými sú ektomykorhízne rastliny a rastliny s erikoidným a orchideoidným typom mykorhízy, poznáme približne 7 % popísaných nemykorhíznych rastlinných druhov, ktoré vytvárajú fakultatívne vzťahy s arbuskulárne mykorhíznymi hubami. V prvom rade ide najmä o druhy s „potravnou“ špecializáciou, alebo aj o tie, ktoré uprednostňujú vybraný typ habitátu. Okrem toho, asi 8 % všetkých druhov cievnatých rastlín existuje úplne bez mutualistickej symbiózy, nazývame ich nemykorhízne rastliny (Brundrett, Tedersoo 2018).

Arbuskulárne mykorhízne huby sa vyskytujú takmer po celom svete, pričom obývajú množstvo rôznych biómov a habitátov, a to hlavne oblasti temperátnych lesov, pasienky, poľnohospodárske pôdy, lúky a savany, až po krovinnú vegetáciu, tropické lesy, či púšte. Dnes je popísaných vyše 200 zástupcov AMF, ale predpokladáme, že ich existuje omnoho viac vzhľadom na ich značné globálne rozšírenie. Abundancia je vyššia u tých taxónov AMF, ktoré nie sú obmedzované výberom svojho rastlinného partnera, na rozdiel od tých, ktorých vhodnými hostiteľmi bývajú rastliny len určitého taxónu (Öpik *et al*. 2010).

Skupinu týchto húb radíme medzi biotrofné huby, ktoré môžu pozmeniť pletivo a ovplyvniť tak rastlinný metabolizmus podľa vlastných potrieb (Doehlemann *et. al* 2017). Arbuskulárna mykorhíza je na rozdiel od napadnutia patogénom založená na vzájomnej pomoci, kde okrem látkovej výmeny dokáže huba rastline poskytnúť aj ochranu pred rôznymi nepriaznivými, až škodlivými faktormi vonkajšieho prostredia (Chagnon *et al.* 2013).

Interakcia medzi hubou a rastlinou začína ešte pred samotným fyzickým kontaktom, pričom vzniku tohto vzťahu predchádza obojstranná komunikácia medzi dvomi vhodnými partnermi. Kaskádu týchto následných procesov iniciuje zachytenie rozptýlených signálov v podobe strigolaktónov, ktoré produkuje rastlina s nedostatočným príjmom fosforu pomocou svojej koreňovej sústavy, keďže jednou z úloh tohto fytohormónu je aj rozčleňovanie koreňových a apikálnych meristémov (Dvořáková, Vaněk 2015). Ďalším hlavným krokom pri tvorení AM vzťahu je stimulácia vetvenia hýf, ktoré u húb iniciujú produkciu špecifických molekúl nazývaných Myc faktory. Medzi Myc faktory patria chitínové oligoméry (COs) s krátkym reťazcom a lipochitooligosacharidy (LCOs) s rôznymi postrannými reťazcami (Rasmussen *et al.* 2016). Tieto signály v rastline vedú k aktivácii tzv. „spoločnej symbiotickej signálnej dráhy“ (CSSP), označovanej tiež ako „common SYM“, ktorá zahŕňa krátkodobé zvýšenie koncentrácie vápenatých katiónov v rastline a zabezpečuje taktiež následné navrátenie koncentrácie vápnika do pôvodného stavu v jadre pomocou kalmodulín-dependentnej kinázy (Kistner, Parniske 2002; Genre *et al.* 2013). Špecifické odpovede vedú ku transdukcii a spusteniu vývojových programov u oboch symbiontov, napríklad ku tvorbe periarbuskulárnej membrány (PAM) okolo arbuskuly alebo k rastu laterálnych koreňov rastliny (Rasmussen *et al.* 2016). Na prienik cez bunkovú stenu partnera huby využívajú vlastné extracelulárne enzýmy, ktoré im pomáhajú naštiepiť jej stavebné zložky – pektíny a lignín. Medzi takéto enzýmy patria napríklad celulázy, xyloglukanázy, či pektinázy, pričom všetky patria do skupiny hydrolytických enzýmov (Doehlemann *et. al* 2017; Smith, Gianinazzi-Pearson 1988).

Tieto procesy sú sprevádzané modifikáciou výtrusníc a hýf (Akiyama *et al.* 2010). Hýfy sa po vyklíčení prichycujú na vonkajšiu stenu koreňa a postupne sa zväčšujú, čím vznikajú špecializované štruktúry nazývané apresóriá, ktorých úlohou je preniknúť cez bunkovú stenu hostiteľa. Melanín ovplyvňuje permeabilitu apresória a v súvislosti s obmedzením prúdenia vybraných polysacharidových metabolitov sa takto dokáže v apresóriách udržiavať zvýšený tlak napomáhajúci prieniku do rhizodermis (Howard *et al.* 1991).

Pomocou rádioaktívne značeného izotopu uhlíka v glukóze sa zistilo, že prvou uhlíkatou látkou prestupujúcou z rastlinných koreňov do intraradikálneho mycélia (IRM) je hexóza, ktorá je následne premenená na trehalózu a glykogén procesom glykolýzy (Sachar-Hill *et al.* 1995). Arbuskulárne mykorhízne huby nevedia syntetizovať zásobné lipidy, no napriek tomu obsahujú veľké zásoby uhlíka v podobe triacylglycerolov, ktoré pochádzajú z rastlín ako produkty metabolizmu hexóz. Extraradikálne mycélium (ERM) arbuskulárne mykorhíznych húb nie je schopné zachytiť uhlíkaté látky z vonkajšieho prostredia, a preto využíva

translokačné mechanizmy na prísun uhlíka exportom z IRM. Pre zlepšenie efektivity tohto mechanizmu na prenos látok sú zároveň opačným smerom transportované živiny získané z pôdy (Bago *et al.* 2002).

Fosfor patrí medzi limitujúce makroprvky vo výžive rastlín, pretože napriek tomu, že sa ho v prostredí nachádza mnoho, je vo veľkej miere viazaný v horninách a jeho mobilita v pôde je malá. Ďalším problémom je, že rastlina dokáže prijať iba jeho oxidovanú anorganickú formu, fosfát. Jeho deficit spôsobuje intenzívnejší rast koreňov, čím sa naskytá šanca pre AMF tieto korene kolonizovať (Schachtman, Reid, Ayling 1998). Koreňovou sústavou rastlina dosiahne len do určitej vzdialenosti, kde zásoby fosfátu rýchlo vyčerpá, a preto môže okrem rhizodermis a koreňových vláskov využívať aj mykorhízne dráhy. Hýfy dosahujú do vzdialenejších zón, a tak môžu zachytiť viac fosfátu (Smith S. E., Smith F. A., Jakobsen 2003), ktorý je do rastliny transportovaný pomocou rôznych membránových prenášačov (Wang *et al*. 2017).

Dusík je ďalším z limitujúcich prvkov v živote rastliny (Crawford, Glass 1998). Rastlinám čeľade *Fabaceae* dokážu zabezpečiť dostatok dusíka N-fixujúce baktérie, no u iných rastlín môže byť príjem dusíka zvyšovaný existenciou arbuskulárne mykorhízneho vzťahu. Extraradikálne mycélium má schopnosť zachytávať okrem fosfátu aj dusík, najčastejšie v podobe amónneho katiónu a nitrátu, ale i vápenaté a horečnaté katióny (Azcón *et al.* 1991). Zvýšený príjem dusíku pravdepodobne súvisí s tým, že hostiteľská rastlina už netrpí stresom z nedostatku fosforu, a tak sa zvyšuje koncentrácia ostatných prvkov v danej rastline, čo podporuje jej rast a vývoj (Smith, Read 2009). Liebigov zákon minima hovorí, že rast rastliny je najviac ovplyvnený tým prvkom, ktorého má nedostatok. Ukázalo sa však, že N a P môžu rastlinu tzv. „ko-limitovať“, čo znamená, že rastlina môže byť limitovaná viacerými prvkami naraz a nedostatok alebo prísun týchto prvkov ju ovplyvňuje spoločne (Ågren, Wetterstedt, Billberger 2012). Ako sme už načali, jednou z foriem dusíka, ktorá je prijímaná rastlinou, je amónny katión, pričom asimilácia amoniaku je závislá na glutamín-syntetáze (GS) a glutamát-syntáze (GOGAT), tvoriace tzv. „GS-GOGAT dráhu“, v ktorej sú tieto katióny premenené na aminokyseliny (Masclaux-Daubresse *et al*. 2006). Predpokladáme, že AMF by mohli byť schopné asimilovať amónny katión, takže by mohli hostiteľskej rastline predávať dusík vo forme aminokyselín (Johansen, Finlady, Olsson 1996).

2 Arbuskulárne mykorhízne huby

Celosvetový výskyt jednotlivých druhov oddelenia *Glomeromycota* je ovplyvňovaný viacerými faktormi. V širšom spektre môže byť ich distribúcia limitovaná klimatickou zónou alebo kontinentom, čo je najčastejšie spôsobené nízkou schopnosťou jedincov sa na vzdialené územie dostať (Öpik *et al.* 2010). Rozdiely v diverzite taxónov AMF na určitom území tiež môžu byť zapríčinené nevhodnými lokálnymi podmienkami, v ktorých by jedinci nemuseli vedieť prežiť. Patria sem napríklad faktory ako extrémna teplota alebo vlhkosť pôdy, až zaplavenie, či výskyt neadekvátnych druhov rastlín pre vytvorenie AM vzťahu (Kivlin, Hawkes, Treseder 2011). Obsah AMF v pôde môže byť ovplyvnený typom pôdy, jej hĺbkou, ale tiež ročným obdobím alebo vegetáciou. Nadmorská výška, ani zemepisná šírka nemajú vplyv na abundanciu jedincov na určitom území. Naopak neprítomnosť AMF môže nastať zvýšením disturbancie na danom mieste, napríklad zničením vrchnej vrstvy pôdy po erózii alebo ťažbe, alebo použitím toxických chemických látok, akými môžu byť fungicídy (Öpik *et al.* 2010; Abbott, Robson 1991).

U AMF neboli pozorované pohlavné štruktúry, takže sa domnievame, že klony nových spór a mycélií vznikajú asexuálne. Nepohlavný spôsob rozmnožovania u AMF dokazujú najmä mnohojadrové spóry, ktoré vznikajú ako dôsledok mitotického delenia, a ktoré slúžia na prenos obrovského množstva genetického materiálu z jednej generácie na ďalšiu (Marleau *et al.* 2011). Spóry obsahujú viacero rôznych genotypov a v rámci ich životného cyklu sa neredukuje počet jadier, ktoré sa prenášajú do ďalšej generácie. To by mohlo vysvetľovať, prečo môžu spóry jedinca obsahovať niekoľko jadier s rozličnou genetickou informáciou. Multigenomickým AMF teda dali pravdepodobne za vznik ich predkovia s klonálnym genómom, ktorí prešli viacerými mutáciami a menej podstatnými občasnými rekombináciami (Kuhn, Hijri, Sanders 2001). Nesmieme zabudnúť na fakt, že dôležitým atribútom AMF spór je, že sú v porovnaní so spórami iných húb oveľa väčšie a v priemere môžu dosahovať až 500 mikrometrov (Smith, Read 2009).

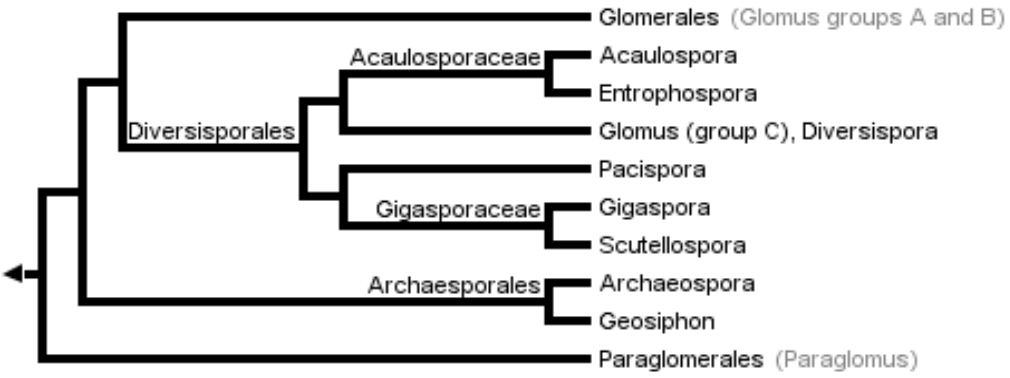
2.1 Taxonómia arbuskulárne mykorhíznych húb

Huby tvoriace arbuskulárnu mykorhízu patria do oddelenia *Glomeromycota*, v ktorom sa takmer všetci zástupcovia, okrem huby *Geosiphon pyriformis* patriacej do čeľade *Geosiphonaceae*, podieľajú na tvorbe AM (Oehl *et al.* 2011). V minulosti však bola

Glomeromycota popisovaná na základe morfológie ako súčasť polyfyletického oddelenia *Zygomycota*, pretože sa obe skupiny vyznačujú hýfami bez priehradiek (Smith, Read 2009), no odlišujú sa tvorbou koenocytov – teda prítomnosťou viacerých jadrier v hýfe (Bago *et al*. 2002). Zaradenie jednotlivých AMF do určitých taxónov bolo najprv založené na rozdieloch medzi spórami, a preto sú pomenovania spór odvodené od názvu príslušného taxónu, pričom rad *Archaeosporales* a doň patriace čeľade *Ambisporaceae* a *Archaeosporaceae* dokonca tvoria dvojaký typ spór. Väčšina druhov tvorí malé glomeroidné spóry, ktoré sú zvláštne tým, že namiesto cez priľahlú hýfu klíčia priamo bunkovou stenou spóry, a ktoré sa medzi skupinami zrejme morfologicky nerozlišujú, a preto je nutné pre bližšie určenie taxónov využiť metódy na molekulárnej úrovni (Oehl *et al.* 2011).

Arbuskulárne mykorhízne huby potrebujú k dokončeniu svojho životného cyklu nadviazať symbiotický vzťah s hostiteľskou rastlinou (Smith S. E., Smith F. A., Jakobsen 2003). Je obťažné tieto huby vypestovať v čistej, axenickej, kultúre, a tým pádom je náročné s nimi pracovať a analyzovať ich, z čoho vyplýva, že určovanie taxonómie podľa spór nie je vôbec efektívne (Oehl *et al*. 2011; Hart, Reader, Klironomos 2001). Študovaním AMF na úrovni molekulárnej biológie sa prišlo na to, že najefektívnejší spôsob, akým zistiť podobnosť medzi jedincami a ich príslušnosť do určitých skupín, je sekvenácia jadrovej ribozomálnej DNA (rDNA) – a to jej malej (SSU) aj veľkej (LSU) podjednotky, oblasti ITS (internal transcribed spacer), alebo exónov β-tubulínu (Schoch *et al.* 2012).

Na základe týchto poznatkov sa skúmaním nukleárnej rDNA zistilo, že by *Glomeromycota* mohla tvoriť sesterskú skupinu podríše *Dikarya*, zloženú z oddelení *Ascomycota* a *Basidiomycota*. Arbuskulárne mykorhízne huby by teda podľa výsledkov sekvenácie mohli byť rozdelené do taxonomických skupín tak, ako naznačuje fylogenetický strom (Obrázok 1) nižšie (Schuessler, Schwarzott, Walker 2001). Oddelenie *Glomeromycota* by tak mohlo obsahovať jedinú triedu zloženú z asi 230 popísaných zástupcov (Oehl *et al.* 2011), ktorá by sa dala rozdeliť do jedenástich čeľadí a štyroch radov – *Glomerales*, *Diversisporales* zloženého z čeľadí *Acaulosporaceae* a *Gigasporaceae*, ktorá by sa ďalej dala rozdeliť na rody *Gigaspora* a *Scutellospora*; tretím radom je *Archaesporales* a posledným *Paraglomerales* (Redecker *et al.* 2013).



Obrázok 1 Fylogenetický strom podľa molekulárnych dát, zobrazujúci vzájomné vzťahy medzi radmi AMF (Prevzaté z Redecker 2012)

Nie je však ľahké jednoznačne vymedziť, kam presne AMF patria – či ich označiť ako časť oddelenia *Mucoromycota* (príloha A1), v ktorom by predstavovali pododdelenie *Glomeromycotina*, alebo či tvoria samostatné monofyletické oddelenie *Glomeromycota* (Spatafora *et al.* 2016). Na základe dohody sa taxóny vyššie ako je čeľaď môžu popisovať obomi spôsobmi, teda buď na základe morfologických vlastností, alebo podľa výsledkov štúdií na molekulárnej úrovni. Typ využívaného členenia ostáva na posúdení jednotlivca (Redecker *et al*. 2013).

2.2 Charakteristika arbuskulárne mykorhíznych húb

Pri skúmaní AM sa zameriavame na tri dôležité prvky, medzi nich patrí samotný koreň, rozsiahle extraradikálne mycélium v pôde a anatomické štruktúry tvoriace intraradikálne mycélium vznikajúce po spojení s hostiteľom (Smith, Read 2009).

V hostiteľskej rastline môžeme pozorovať okrem arbuskúl aj zásobovacie telieska nazývané vezikuly umiestnené medzi bunkami koreňa, ktoré bývajú plné lipidov. Typicky ich tvoria zástupcovia radu *Glomerales* (Dickson 2004) a vyskytujú sa tiež u radu *Diversisporales*, či čeľade *Ambisporaceae*, ale u ostatných taxónov neboli pozorované. Na rozdiel od toho, zástupcovia radu *Gigasporales* vytvárajú extraradikálne auxiliárne bunky, ktoré nie sú s vezikulami homologické (Oehl *et al.* 2011).

Hýfy spoločne s kolonizovanými časťami koreňa a spórami radíme medzi propaguly, čo sú tie časti organizmu, ktoré majú schopnosť započať kolonizáciu hostiteľskej rastliny (Kuszala, Gianinazzi, Gianinazzi-Pearson 2001). Významným spôsobom distribúcie propagúl do okolia je prenos vetrom alebo ich transport pomocou živočíchov, ktorý vo výsledku globálneho rozšírenia oproti prenosu vetrom nemusí byť až tak efektívny (Kivlin, Hawkes,

Treseder 2011). Tieto životné stratégie spojené s objavovaním a kolonizáciou nových území sú u čeľadí *Glomeraceae* a *Gigasporaceae* rozdielne a súvisia s ich preferenciou určitého typu mycélia, na čo sa prišlo sledovaním množstva a pomeru hubovej biomasy medzi pôdou a koreňmi (Hart, Reader 2002).

Mycéliá AMF predstavujú spletité štruktúry, tzv. anastomózy, čím rozumieme úplné prepojenie stien hýf a následné ustálenie súvislej protoplazmy. Pri kompatibilite medzi dvomi hýfami dochádza vďaka anastomóze k výmene cytoplazmatického materiálu vrátane jadier, ktoré bolo pozorované napríklad u zástupcu *Glomus mosseae* pomocou fluorescenčného značenia DAPI (Giovannetti *et al*. 2001). Vysoká plasticita čeľade *Glomeraceae* im umožňuje opätovne sa napojiť na myceliálnu sieť aj po mechanickom poranení, či vysychaní (Hart, Klironomos 2002), pričom rod *Glomus* dokáže pomocou anastomózy prepojiť mycéliá pochádzajúce aj od rôznych zástupcov tohto rodu. U *G. mosseae* dokonca býva frekvencia anastomózovaných hýf pochádzajúcich z tohto a z iných rodov takmer rovnaká (Giovannetti, Azzolini, Citernesi 1999; Jansa, Smith F. A., Smith S. E 2008). Celkom opačne, *Gigaspora rosea*, ani *Scutellospora castanea* za podobných podmienok nevykazujú žiadnu tvorbu anastomózy (Jansa, Smith F. A., Smith S. E 2008). Rad *Gigasporales* je náchylnejší na zvýšenie disturbancie prostredia, kvôli čomu sa na tieto podmienky adaptoval hrubými hýfami (Hart, Klironomos 2002), ktoré však po poškodení nemajú tendenciu znova zrastať, ako to môžeme pozorovať u čeľade *Glomeraceae* (Providencia *et al.* 2005).

Existencia spoločných myceliálnych sietí (CMNs, z anglického Common Mycelial Networks) s charakterom kanálov pomáha efektívnejšie prenášať látky medzi dvomi, či viacerými kolonizovanými rastlinami. Presný mechanizmus prenosu zatiaľ nie je známy (Newman *et al.* 1994). Tvorba a celistvosť CMNs spočívajú predovšetkým v nízkej hostiteľskej špecifite húb, čo znamená, že AMF takto dokážu poprepájať hneď niekoľko rastlinných jedincov naraz, či už rovnakých alebo rôznych druhov. Táto spoločná podzemná sieť by okrem zlepšenia transportu látok a ich efektívnej distribúcie podľa potrieb zúčastnených jedincov mohla tiež ovplyvňovať dynamiku rastlinných spoločenstiev a kompetíciu medzi rastlinnými jedincami (Simard, Durall 2004).

Pre lepšie pozorovanie štruktúr AM sa na korene hostiteľských rastlín aplikujú rôzne farbivá, pričom na základe intenzity sfarbenia hubových štruktúr sa dá pomerne efektívne určiť pozorovaný objekt. Na takéto značenie sa často používa napríklad trypánová modrá, či Melzerovo činidlo, ktoré sfarbuje zástupcov rodu *Glomus*, pričom významné zafarbenie môžeme pozorovať napríklad u *G. fasciculatum* vďaka jej hrubostenným spóram (Bever *et al.* 2001). Čeľaď *Acaulospora*ceae má nepravidelne vetvené hýfy s tenkými stenami, ktoré sa

sfarbujú len veľmi slabo, bez závislosti na type použitého farbiva (trypánová modrá, kyslý fuksín), a to aj kvôli vysokým koncentráciám tanínu v koreňoch hostiteľských rastlín. Hýfy obsahujúce lipidové častice sa však dajú pozorovať pod mikroskopom. Intenzívne sa ale sfarbujú široké hýfy tvoriace husté útvary vnútri kortikálnych buniek koreňa rodov *Scutellospora* a *Gigaspora* patriacich do radu *Gigasporales*. Podľa týchto experimentov by sa dala zhrnúť postupnosť jednotlivých čeľadí na základe rozsahu ich možnosti sfarbiť sa organickými farbivami od najsilnejšieho po najslabšie ako *Gigasporaceae*, následne *Glomeraceae* a nakoniec *Acaulosporaceae*, pričom pletivá *Archaeosporaceae* spolu s *Paraglomeraceae* sa nefarbia takmer vôbec (Dodd *et al*. 2000, Morton *et al.* 2004).

2.2.1 Charakteristika spór

Špecifickými vlastnosťami spór sú ich pomerná veľkosť a mnohojadrovosť, kde vyšší počet jadier v spóre vzniká vďaka mitóze. Túto stratégiu rozmnožovania si AMF uchovali zrejme preto, aby sa mohli lepšie prispôsobovať meniacim sa podmienkam prostredia, a pretože im uľahčovala distribúciu v prostredí a kolonizáciu nových území (Marleau *et al.* 2011; Walker 1992). Podstatnou charakteristikou spór súvisiacou s prežívaním nepriaznivých vonkajších podmienok je ich odolnosť a látkové zloženie. Spóry obsahujú zásoby lipidov a sú tvorené z pevnej chitínovej a chitózanovej bunkovej steny, i keď u zástupcov *Glomus* a *Acaulospora* môže byť tvorená aj ďalšími polysacharidmi, a to β-glukánmi, ktoré rody *Gigaspora* a *Scutellospora* neobsahujú (Gianinazzi-Pearson *et al.* 1994).

Dôležitá je tiež schopnosť spóry prečkať nepriaznivé podmienky okolia tak, že zníži svoje metabolické pochody. Limitácia spóry vyklíčiť je zabezpečovaná vrodenou dormanciou, teda súborom fyziologických procesov, ktoré nastávajú hneď po vytvorení spóry, a pre ktoré spóra nie je schopná klíčenia ani po tom, čo od prostredia získa všetky optimálne podmienky na ďalší rast a vývoj. Experimentálne bolo preukázané obdobie bez klíčenia u *Glomus caledonium* a *Glomus monosporum* dlhé asi šesť týždňov vo vlhkej pôde a jeden týždeň v suchej pôde, u *Gigaspora calospora* trvalo toto štádium vo vlhkej pôde asi jedenásť týždňov, pričom v suchej pôde sa jeho dĺžka znížila na šesť týždňov. Výsledky experimentu naznačovali, že intervaly, v ktorých spóry odolávali klíčeniu, boli u zástupcov rovnakého rodu podobne dlhé, a že schopnosť perzistencie sa u spór vyskytuje v rôzne dlhých časových úsekoch, v závislosti napríklad na ich veku alebo na vlhkosti pôdy (Tommerup 1983). Pri ďalšom porovnaní *Glomeraceae* a *Gigasporaceae* sa ukázalo, že spóry druhej čeľade mali značne dlhšiu periódu perzistencie, ktorá môže trvať až niekoľko rokov a dokáže prebiehať aj v mŕtvom pletive hostiteľa (Aguilar-Trigueros *et al*. 2019).

Predpokladáme, že široké rozpätie veľkostí spór, s akým sa stretávame u AMF, súvisí s tendenciou druhov súťažiť o rôzne územia (Aguilar-Trigueros *et al.* 2019), ktoré môžu byť od seba vzdialené aj niekoľko kilometrov (Warner, Allen, MacMahon 1987). Davison vytvára záver, že menšie spóry sa na rozdiel od tých veľkých ľahšie prenášajú vetrom, no na druhú stranu sú veľké spóry efektívnejšie transportované vodou, čo ovplyvňuje ich potenciál kolonizovať nové územia, a to aj ostrovy (Davison *et al.* 2018). Efektívnejšej distribúcii spór pomáhajú aj vlastnosti ako štruktúra ich povrchu, vďaka ktorej sa znižuje odpor vzduchu či vody, alebo stupeň melanizácie, ktorá zase chráni spóru pred UV žiarením (Roper *et al.* 2008; Chaudhary *et al.* 2020). Najväčšie spóry vytvára spravidla *Gigaspora decipiens*, najmenšie zase *Glomus microaggregatum*, čeľaď *Glomeraceae*, ktorá sa všeobecne značí najväčšou odchýlkou, až o tri rády, vo veľkosti spór medzi zástupcami, ktoré tento taxón tvoria. Nasledujúcimi dvomi čeľaďami, ktoré majú tento veľkostný rozsah aj dva rády, sú *Ambisporaceae* a *Acaulosporaceae*. Čeľade *Archaeosporaceae* a *Paraglomeraceae* tvoria spóry skôr menšie alebo strednej veľkosti (Aguilar-Trigueros *et al.* 2019).

Čeľaď *Glomeraceae* v nepriaznivých podmienkach investuje do tvorby množstva malých spór, no za optimálnych okolností sa rozmnožuje skôr pomocou mycélia alebo úlomkami už kolonizovaných koreňov. Vie prežívať aj v prípade, že by boli príslušné myceliálne siete poškodené napríklad orbou (Schalamuk, Cabello 2010). Rad *Glomerales* tvorí spóry jednak v pôde, ale pozoruhodne aj v koreňoch rastlín, terminálne, či interkalárne. Môže tvoriť zhluky, alebo jednotlivé spóry, ktoré majú rôzny počet stien (Oehl *et al.* 2011).

Zástupcovia radu *Diversisporales* (*Acaulosporaceae*, *Gigasporaceae*) vytvárajú hneď niekoľko rôznych typov spór – jedno až trojvrstvové spóry rastúce zo sporangiálneho vaku v kontakte s hýfou, ktorá ich nesie; spóry rastúce na sporogénnych bunkách, ktoré môžu, ale nemusia byť chránené; dvojstenné spóry rastúce a pučiace z vnútra; spóry s jednou stenou, ktoré nie sú naviazané na myceliálnu stenu hýfy (Oehl *et al.* 2011; Spatafora *et al.* 2016). Rod *Gigaspora* tvorí veľký počet objemných spór, čo znamená, že do reprodukcie investuje množstvo biomasy. Podľa poznatkov z reprodukčnej ekológie predpokladáme, že tvorba veľkých a metabolicky nákladných spór sa musí odraziť na ich množstve alebo na fitness pôvodného mycélia (Aguilar-Trigueros *et al*. 2019). Avšak, energetické nároky na rodičovské mycélium *Gigasporaceae* pri tvorbe spór by sa dali vykompenzovať schopnosťou spóry vyklíčiť hneď niekoľkokrát (Bago *et al*. 1998). Táto schopnosť, spoločne s vyššie spomínanými charakteristikami, výrazne zvyšuje šancu čeľade *Gigasporaceae* prežiť veľmi nepriaznivé podmienky okolia a taktiež kolonizovať ďalšie rastliny (Davison *et al.* 2018).

2.2.2 Charakteristika extraradikálneho mycélia

Extraradikálne mycélium môže byť popísané ako súbor hýf uložených mimo koreňa. Keďže je uložené v pôde, ktorá nemá ohraničený rast, dokáže ERM dlhodobo vydávať podnet k osídľovaniu ďalších rastlín, v porovnaní s hýfami nachádzajúcimi sa v koreni rastliny (Newman *et al*. 1994; Fellbaum *et al*. 2014).

Hýfy v ERM majú tendenciu zväčšovať svoj povrch, ale aj objem pôdy, z ktorej môžu čerpať živiny, a preto dokážu fixovať viac vody a potrebných látok pre svojho hostiteľa (Smith S. E., Smith F. A., Jakobsen 2003). Čeľaď *Gigasporaceae* investuje do tvorby absorpčných hýf a hustého mycélia v pôde, ktoré je významné pre fixáciu látok z pôdy (Hart, Reader 2002). Zástupcovia čeľade *Acaulosporaceae* sa vyznačujú vysokou odolnosťou voči suchu. Pozorovaná bola stála schopnosť ERM kolonizovať aj vo veľmi suchom substráte, a to bez pomoci spór. Mechanická disturbancia pôdy však výrazne znížila ich schopnosť kolonizovať (Jasper, Abbott, Robson 1989).

Dostupnosť vhodnej formy fosforu v pôde zabezpečuje napríklad hydrolytický enzým alkalická fosfatáza uložený vo vakuole IRM, ktorý dokáže rozštiepiť polyfosfátové reťazce, či uvoľniť fosfát pevne viazaný v hornine, čím zvyšuje jeho mobilitu v pôde (Boddington, Dodd 1999). Fosfát sa z ERM do koreňov dostáva pomocou špeciálnych prenášačov uložených na periarbuskulárnej membráne. Expresia príslušných génov pre tieto transportéry sa spúšťa až po vzniknutí AM vzťahu (Paszkowski *et al.* 2002) a je regulovaná množstvom dostupných uhlíkatých látok (Fellbaum *et al*. 2014).

Iný spôsob, akým môžu AMF získavať živiny pre hostiteľa, je pomocou mikroorganizmov v pôde a alokáciou uhlíka (Kucey, Janzen, Leggett 1989). Rozsiahlejšie mycéliá môžu skladovať väčšie množstvo uhlíkatých látok (Hart, Reader 2002), ktoré by mohli byť hubou katabolizované a následne exsudované do pôdy. Tým by sa iniciovali modifikácie okolitej pôdy vďaka rozkladnej činnosti organickej hmoty pomocou bakteriálnych spoločenstiev, čo by spôsobovalo zvýšený prísun možných fixovaných minerálnych živín hubou (Barea *et al.*2005).

Proces ukladania uhlíkatých látok v pôde môže ovplyvňovať pôdne dýchanie. Uhlík sa vďaka aktívnym metabolickým dejom v pôde uvoľňuje do ovzdušia ako oxid uhličitý. Arbuskulárne mykorhízne huby majú veľký vplyv na pôdne dýchanie, a teda aj na kolobeh uhlíka (Zhang *et al*. 2016). Za zvýšených koncentrácií oxidu uhličitého nastáva depozícia dusíka v pôde, takže rastliny znižujú svoje potreby na udržiavanie AM vzťahu pre zásobovanie látkami. Zmeny v kompozícii živín v pôde môžu mať za následok zmenu v zastúpení AMF

druhov, čím tiež môžu meniť množstvo zásob uhlíka a jeho pohyb v prírode. Uhlík môže byť sekvestrovaný v rôznych pôdnych agregátoch, ktoré môžu slúžiť ako ďalšia zásoba energie. Častokrát ide hlavne o stavebné látky AMF hýf, akými sú napríklad chitín alebo glykoproteín glomalín (Treseder, Allen 2000; Wright, Upadhyaya, Buyer 1998). Tieto látky majú stabilnejší charakter a bývajú nerozpustné vo vode (Zhang *et al*. 2016). Zhrnutím vyššie uvedených poznatkov o alokácii asimilátov do huby za zvýšený prísun minerálnych prvkov, alebo predanie uhlíkatých produktov mikroorganizmom za účelom huby obohatiť sa o tieto prvky, by sa dalo tvrdiť, že metabolizmus uhlíkatých látok u oboch symbiontov je vzájomne regulovaný účasťou druhého partnera v závislosti na vlastných potrebách (Sachar-Hill et al. 1995).

2.2.3 Charakteristika intraradikálneho mycélia

Po tom, čo sa hýfa dostane cez rhizodermis do koreňa, buď prerastá do vedľajších buniek, ktoré tak kolonizuje, alebo sa v kortexe diferencuje, čím tvorí charakteristické krátko žijúce rozvetvené kríčky – arbuskuly (Brundrett 2017). Intraradikálne mycélium sa môže vyskytovať vo vnútri buniek ako namotané závitky vlákien hýf a arbuskúl, a to väčšinou u stromov a krov (Paris-type), alebo medzi jednotlivými bunkami najčastejšie u kultivarov, ako intercelulárne hýfy a arbuskuly (Arum-type). Toto členenie však nie je fixné a je bežné, že sa v každom z dvoch rozličných jedincov toho istého taxónu vyskytuje iný typ IRM, alebo že sa v niektorých hostiteľoch vyskytujú oba typy naraz a tvoria tak rôzne úrovne akýchsi prechodných typov (Oehl *et al.* 2011).

Hýfy však nikdy neprerastajú až do cytoplazmy hostiteľskej bunky, ale sú ohraničené rastlinnou cytoplazmatickou membránou (Cox, Sanders 1974). Tá je plynule prepojená s membránou odvodenou od kortexu označovanou tiež ako periarbuskulárna membrána (PAM), ktorá sa nachádza okolo arbuskuly (Harrison 2012; Kobae, Hata 2010). Jej význam spočíva najmä v tom, že obsahuje prenášače fosfátu, ktorý sa z pôdy pomocou ERM dostáva do arbuskuly a z tej je následne distribuovaný do ďalších koreňových buniek (Kobae, Hata 2010).

Ukázalo sa, že väčšina z izolovaných kultúr čeľade *Glomeraceae* bola schopná kolonizovať korene hostiteľa skôr a rozsiahlejšie, ako čeľade *Gigasporaceae* a *Acaulosporaceae*. Zatiaľ čo izolované kultúry *Acaulosporaceae* kolonizovali korene a pôdu len slabo, *Glomeraceae*, presne opačným trendom ako *Gigasporaceae*, osídľovali viac korene, než pôdu. (Hart, Reader 2002).

Význam veľkého množstva IRM, ktoré nachádzame najmä u čeľade *Glomeraceae*, nie je úplne jasný. Podľa niektorých autorov spočíva aj v ochrane hostiteľskej rastliny pred

patogénmi, no tieto názory sa líšia, pretože žiadne konkrétne mechanizmy vytlačenia patogénu z rastliny neboli jasne dokázané. Na druhej strane boli popísané obranné reakcie rastliny, ktoré mali rýchlejší a silnejší priebeh po kolonizácii AMF (Azcón-Aguilar, Barea 1997). Podľa dostupných informácií majú AMF potenciálnu schopnosť zabezpečovať ochranu hostiteľa pred patogénom, rozdiel je často ukrytý v rôznom poňatí danej problematiky. Tejto téme sa bližšie venuje nasledujúca kapitola.

3 Vplyv rôznych druhov arbuskulárne mykorhíznych húb na rastliny

Vieme, že AMF môžu kolonizovať viacero rastlín naraz a vytvárať v pôde myceliálne siete, ktorými svojich hostiteľov dokážu prepájať. Je ale dôležité si uvedomiť, že taktiež jedna arbuskulárne mykorhízna rastlina môže byť súčasne kolonizovaná viacerými jedincami AMF, či už rovnakého alebo rôzneho druhu (Chen *et al.* 2018). Rastúca zložitosť myceliálnych sietí prepájajúca rozmanitú kombináciu viacerých rastlinných a hubových taxónov by tak mohla byť pre jedinca veľmi prospešná. Na druhej strane môže mať tento stav negatívny účinok a viesť napríklad ku kompetícii medzi rastlinami (Jakobsen, Hammer 2015).

Rôzne vlastnosti čeľadí *Gigasporaceae*, *Glomeraceae* a *Acaulosporaceae* dokážu ovplyvňovať rastlinné spoločenstvá. Na ich základe by sa dali jednotlivé taxóny prirovnať k trom životným stratégiám, ktoré definoval Grime. Prvá čeľaď zvyčajne zle znáša zvýšenú disturbanciu prostredia, či zmeny v chemickom zložení pôdy a investuje do pomaly vznikajúceho množstva spór, takže má tendenciu súťažiť o živiny, aby znížila energetické straty. Vďaka dlhému obdobiu vrodenej dormancie bez závislosti na podmienkach okolia, aké má napríklad *Acaulospora laevis*, zvláda čeľaď *Acaulosporaceae* odolávať stresu, čo je výhodné pre rastliny žijúce najmä v geografických oblastiach s nepravidelnými vegetačnými obdobiami alebo naopak s pravidelnými krátkymi vegetačnými obdobiami striedajúcimi sa s extrémnymi podmienkami okolia, v ktorých nedokážu optimálne rásť (Tommerup 1983). Vysoká efektivita opravných mechanizmov čeľade *Glomeraceae* spoločne s krátkymi životnými cyklami zase pomáha odolávať disturbancii a umožňuje jej preto obývať aj ruderálne oblasti (Chagnon *et al.* 2013). Znalosť daných charakteristík húb aj rastlín môže byť významná. Ich aplikáciou v praxi dokážeme do určitej miery predikovať charakter vzťahu dvoch jedincov, čím môžeme výrazne ovplyvniť štruktúru spoločenstiev (van der Heijden *et al.* 1998).

3.1 Vplyv na príjem živín

Rastliny, ktoré si nie sú samy schopné zaobstarať dostatočné množstvo živín a vody vyhľadávajú mykorhízneho partnera, ktorého ERM sa rozrastá do vzdialenejších miest od koreňovej sústavy. Následne prebieha transfer týchto látok a informácií do hostiteľskej rastliny prostredníctvom IRM. Pomocou AM vzťahu tak dokáže rastlina prijať viac potrebných látok aj z miest, kam samotná rastlina nemá prístup. (Sikes, Powell, Rillig 2010; Smith S. E., Smith F. A., Jakobsen 2003). Rastliny, ktoré nemajú dostatok potrebného dusíka a fosforu bývajú kolonizované predovšetkým zástupcami čeľade *Gigasporaceae*, zatiaľ čo rastliny bohatých pôd, ktoré nie sú toľko závislé na mykorhíznom vzťahu, zase čeľaďou *Glomeraceae*, a preto sa jej zástupcovia zdržiavajú skôr vo vnútri koreňa hostiteľa a netvoria tak husto spletité hýfy v pôde (Morton, Bentivenga 1994; Treseder 2005; Oliveira *et al.* 2006; Maherali, Klironomos 2007). V predchádzajúcej kapitole bolo vysvetlené, ako môže dostupnosť dusíka a kolobeh uhlíka ovplyvňovať zastúpenie AMF v pôde, čím sa v podstate zmenia aj ich účinky na rastlinu. Pri vyšších koncentráciách dusíka, keď rastlina nebola závislá na jeho príjme cez AM vzťah, bol pozorovaný pokles zastúpenia *Gigasporaceae*, no zároveň nárast niektorých zástupcov rodu *Glomus* (Treseder, Allen 2000).

Dlho známou negatívnou spätnou väzbou je aj zvýšenie intenzity kolonizácie rastlín pri nedostatočnom obsahu vhodnej formy fosfátu v pôde. Meraná celková dĺžka kolonizovaného koreňa bola výrazne väčšia u rastlín s deficitom fosfátu v symbióze s *Gigaspora rosea*, na rozdiel od tých v spojení s *Glomus manihotis*. Naopak, prídavok fosfátu znamenal výrazný úbytok kolonizácie u oboch skúmaných rodov (Boddington, Dodd 1999). Experimentom s rastlinou kolonizovanou tromi druhmi rodu *Glomus* (*G. mossae*, *G. intraradices* a *G. claroideum*) zároveň sa zistilo, že napriek tomu, že obsah prijatého fosforu sa pri súčasnej kolonizácii koreňa neznásobuje, ale je porovnateľný s koncentráciou prijatého fosforu v rastline kolonizovanej jednotlivými druhmi. Za zmienku však stojí zintenzívnený príjem fosforu v spojení druhov *G. intraradices* a *G. claroideum* (Jansa, Smith F. A., Smith S. E 2008).

U vyššie spomínaných zástupcov *Glomus* sa tiež pozoroval trend medzi koncentráciou fosfátu v pôde a aktivitou alkalickej fosfatázy, kde pri vyšších koncentráciách fosfátu sa jej účinnosť znižovala. Pri porovnaní ERM rodov *Glomus* a *Gigaspora* sa pri vysokej koncentrácii fosfátu v pôde nezmenila aktivita tohto hydrolytického enzýmu ani u jedného zo zástupcov, zatiaľ čo sa dalo jasne pozorovať hromadenie zásob polyfosfátu u rodu *Gigaspora* nielen

v ERM, ale aj v auxiliárnych bunkách. Toto kontinuálne ukladanie polyfosfátu by mohlo súvisieť so zvýšenou potrebou prísunu uhlíkatých látok od hostiteľa, vďaka ktorým môže *Gigaspora rosea* investovať do tvorby veľkých spór (Boddington, Dodd 1999). Kvôli náročnému životnému cyklu tak čeľadi *Gigasporaceae* trvá dlhšiu dobu rastlinu kolonizovať a predať jej fosfát (Hart, Reader 2002), ktorý vedia pomocou myceliálnych sietí transportovať aj zástupcovia rodu *Glomus* (Boddington, Dodd 1999).

Nie je zatiaľ úplne jasné, na akom princípe funguje preferencia rozdelenia živín viacerým hostiteľom v CMN, čo bolo skúmané napríklad na vzťahu *Rhizophagus irregularis* a *Glomus aggregatum* s dvomi rastlinami umiestnenými v a) osvetlených a b) stemnených podmienkach umelo vytvoreného systému podľa Fellbauma. Konkrétne v systéme s kombinovanou formou osvetlenia, bolo zistené, že v koreňoch kolonizovaných *G. aggregatum* alebo *R. irregularis*, boli koncentrácie fosforu a dusíka väčšie u prvého zástupcu, pretože dokázal viac predlžovať svoje hýfy a tvoril tak o čosi vyvinutejšie ERM. Poskytnutý fosfát bol preferenčne uložený len do výhonkov osvietených rastlín, podobne ako dusík, no pomerne viac dusíku bolo poskytnutého výhonku aj koreňom. Zatemneným rastlinám zvyšoval prísun dusíka len v tom prípade, že boli jediným dostupným hostiteľom. Na druhej strane, *R. irregularis* ukladal fosfát do výhonkov aj do koreňov osvietených rastlín, bez ohľadu na mieru a kombináciu osvetlenia. Relatívne vysoká miera kolonizácie a ochota zásobovať aj „menej kvalitné“ rastliny (teda rastliny s nízkym obsahom dostupných asimilátov), by mohla napovedať o snahe *R. irregularis* získavať uhlíkaté látky z hostiteľa, ktorý nie je inak pútavý pre iné organizmy, na rozdiel od *G. aggregatum*, ktorý preferuje transport živín do najvýhodnejšieho možného hostiteľa (Fellbaum *et al*. 2014).

3.2 Vplyv na príjem vody

Arbuskulárne mykorhízne huby s väčším zastúpením hýf v pôde majú vyššiu pravdepodobnosť na zachytenie vody z okolia. To môže byť výhodné pre rastliny obývajúce suchšie oblasti, v ktorých môže byť voda limitujúcim faktorom. Vďaka spojeniu s AMF tak hostitelia môžu mať kratšie a redukovanejšie koreňové vlásky (Allen 1982).

Miera stresu z nedostatku vody v rastline sa dá zistiť zvýšeným obsahom prolínu v pletivách a na dynamike a vodivosti prieduchov. Zatváranie prieduchov súvisí aj so zmenou koncentrácie fytohormónov v pletivách – cytokiníny v pôde ubúdajú a zvyšuje sa obsah kyseliny abscisovej v listoch (Levy, Krikun 1980). Porovnaním zástupcov *Glomus intraradices*

a *Gigaspora margarita* bolo v experimente na ciroku (*Sorghum*) ukázané, že rastlina kolonizovaná pomocou *G. margarita* vykazovala slabší efekt napríklad na zvyšovanie koncentrácie kyseliny abscisovej, ako rastlina kolonizovaná *G. intraradices*. Zástupca rodu *Glomus* do určitej miery pomáhal rastline odolávať zatváraniu prieduchov v suchých podmienkach, avšak, priaznivejšie účinky na odolnosť rastliny vystavenej nedostatku vody, či vyššej salinite, vykazovala *Gigaspora*. V tomto prípade vôbec nedošlo k uzatvoreniu prieduchov, pravdepodobne vďaka rozsiahlejšiemu ERM (Cho *et al.* 2006).

Pozorovaním semenáčikov vystaveným stresu zo sucha a následnej obnove príjmu vody sa ukázalo, že odpovede rastliny na vodný stres boli v prítomnosti AM vzťahu rýchlejšie. Kolonizácia rastlín pomocou AMF môže efektívnejšie znižovať koncentrácie prolínu, ktorý ovplyvňuje mechanizmus udržiavania vody v bunke, alebo zvyšovať hodnotu vodného potenciálu a vodivosť prieduchov, čo zase pôsobí na rýchlosť fotosyntézy (Levy, Krikun 1980).

Špecifickým faktorom nedostatku vody, ktoré vedie k vysychaniu a k zvyšovaniu koncentrácií solí v pôde, je zasolenie. Reakcia AMF na hostiteľa vystaveného nedostatku vody sa podľa niektorých autorov nedá odhadovať a môže vznikať názor, že zvýšený príjem vody hostiteľskou rastlinou skôr súvisí s ochranou hostiteľa pred stresom zo zasolenia (Cho *et al.* 2006).

Všeobecne platí, že čím vyšší je obsah solí v pôde, tým nižšia je suchá hmotnosť výhonku a schopnosť rastliny rásť. V experimente s listovým šalátom (*Lactuca sativa*) sa zvýšením salinity po kolonizácii tromi zástupcami rodu *Glomus* (*G. mosseae*, *G. deserticola*, *G. fasciculatum*) zlepšila aj funkcia fotosyntézy, a to najviac u *G. deserticola*, čo napovedá o schopnosti tohto taxónu lepšie ochrániť rastlinu pred osmotickým stresom. U *G. mosseae* bol zaznamenaný nárast koncentrácie prolínu, čo môže nasvedčovať tomu, že je z trojice skúmaných AMF viac náchylná na zmenu koncentrácie solí v pôde (Ruiz-Lozano, Azcón, Gómez 1996).

3.3 Vplyv na ochranu proti patogénom

Názory na vplyv AMF na ochranu hostiteľských rastlín proti patogénom sa u rôznych autorov líšia. Dalo by sa uvažovať nad tým, že pomer množstva vyprodukovanej biomasy zdravou kolonizovanou rastlinou a tou napadnutou patogénom, by mohlo v určitom zmysle rozlíšiť, či ide o obranný mechanizmus zabezpečovaný AMF, alebo nie. To z dôvodu, že rastlina kolonizovaná AMF môže zvyšovať svoju biomasu dodanými živinami (Sikes, Powell, Rillig 2010).

Skúmaním účinku troch druhov rodu *Glomus* (*G. mosseae*, *G. intraradices* a *G. deserticola*) na mieru ochrany papriky ročnej (*Capsicum annuum L.*) proti vädnutiu spôsobenému hubovým patogénom *Verticillium dahliae* sa zistilo, že stupeň ochrany hostiteľskej rastliny pred týmto patogénom má pravdepodobne súvis s množstvom živín dodávaných arbuskulárne mykorhíznou hubou. Zistilo sa, že *G. deserticola* spôsobovala najväčší hmotnostný výnos rastliny, na základe čoho by sa dalo tvrdiť, že dokáže účinne a rýchlo ochrániť rastlinu pred patogénmi, a to pravdepodobne preto, že znížila straty na výnose spôsobené patogénom. *Glomus intraradices*, ktorej hostiteľ mal zároveň najmenší výsledný hmotnostný výnos, podobne ako *G. mosseae*, ktorá napriek tomu, že zvyšovala rast hostiteľa a znižovala dĺžku jeho vegetatívneho obdobia, zrejme poskytovali hostiteľovi nedostatočnú ochranu pred patogénom (Garmendia, Goicoechea, Aguirreolea 2004). Podľa Sikesa to ale nemusí vždy znamenať, že zvýšenie rastlinnej hmotnosti má súvis so zvýšenou protekciou (Sikes, Powell, Rillig 2010).

Powell vo svojej práci zastáva názor, že účinok AMF na rastlinných patogénov nie je fylogeneticky konzervovaný, a že rozsah IRM s ochranou pred patogénmi nijak nesúvisí, na čo prišiel porovnávaním dĺžok kolonizovaných koreňov (Powell *et al.* 2009). Naopak, podľa Newshama by sa stupeň náchylnosti rastliny k podľahnutiu infekcii spôsobenej patogénom pravdepodobne mohol zvyšovať s rastúcou rozvetvenosťou koreňovej sústavy hostiteľa. Tvrdí, že vznik AM vzťahu je zodpovedný nielen za zvýšenie prísunu živín a vody, ale aj za ochranu rastliny vyplnením jej koreňového systému pomocou intraradikálneho mycélia čeľade *Glomeraceae* (Newsham *et al*. 1995).

Ukázalo sa totiž, že AMF s patogénom pravdepodobne súťažia o miesto v koreni. To bolo zistené znížením rýchlosti *G. intraradices* a *G. deserticola* pri kolonizácii infikovaných koreňov. Zároveň tam prebieha aj kompetícia o zásoby uhlíkatých látok od hostiteľa, z čoho vyplýva znižujúca sa dostupnosť uhlíka, ktorá môže viesť k úbytku biomasy AMF. Redukcia

počtu vezikúl po infekcii patogénom nebola pozorovaná z trojice húb iba u *G. intraradices* (Garmendia, Goicoechea, Aguirreolea 2004). Iným pozorovaním sa tiež zistilo, že intenzívna kolonizácia koreňov čeľaďou *Glomeraceae* môže výrazne znižovať úroveň napadnutia rastliny patogénmi ako *Fusarium oxysporum* alebo druhmi *Pythium*. To by mohlo fungovať tak, že masívnou tvorbou IRM v hostiteľovi sa zväčšuje biomasa AMF, čo vedie k zvyšovaniu hmotnosti koreňov a zmenšovaniu dostupného miesta v nich. Nevieme však s istotou potvrdiť, či ochrana spočíva práve vo vzniku koreňov husto zaplnených IRM, v ktorých patogén už nemá dostatok priestoru na život (Sikes, Powell, Rillig 2010; Sikes, Cottenie, Klironomos 2009; Maherali, Klironomos 2007).

Rozličné názory na túto problematiku môžu spôsobovať viaceré faktory, akými sú zväčša výber a kombinácia zástupcovi rastlín, húb, či patogénov, spoločne s fázou životného cyklu a daných jedincov, alebo rôzne abiotické faktory, ako dostupnosť vody a chemické zloženie pôdy. Závery týchto experimentov sa môžu líšiť v závislosti na osobnom chápaní funkcie AMF a význame v ich spojení s hostiteľom. To potom môže ovplyvňovať podmienky, v ktorých sú tieto experimenty vedené (Sikes, Cottenie, Klironomos 2009).

Záver

Arbuskulárne mykorhízne huby tvoria s koreňmi vyšších rastlín vzájomne prospešný vzťah a za svoj život si vyvinuli hneď niekoľko znakov, ktoré im pomáhajú efektívne kolonizovať rastliny, šíriť sa v prostredí, či prežívať nepriaznivé podmienky. V práci som skúmala rôzne charakteristiky arbuskulárne mykorhíznych húb a vzťahy s ich hostiteľmi, popisovala som ich taxonómiu a základné rozdiely medzi taxónmi. Práca sa zameriavala najmä na čeľade *Glomeraceae* a *Gigasporaceae*, a okrajovo aj rod *Acaulospora*, keďže patria medzi najčastejšie skúmané taxóny.

Tvorbou anastomózovaných hýf s vysokou plasticitou a veľkou schopnosťou regenerácie sa najviac vyznačuje čeľaď *Glomeraceae*. Ukázalo sa, že tieto huby preferujú zásobovanie tých rastlín, ktoré môžu vďaka rýchlejšej fotosyntéze disponovať vyšším obsahom nasyntetizovaných sacharidov, ale rýchlosť kolonizácie, ani iniciácia rastu hýf a formovanie CMNs nezávisia na fotosyntetickej aktivite hostiteľskej rastliny. Zistila som, že čeľaď *Glomeraceae* môže zrejme hostiteľa ochraňovať pred patogénmi, čo by sa dalo vysvetliť buď jej pomerne rýchlou kolonizáciou a tvorbou veľkého množstva IRM, ktorým s patogénom súťaží o živiny a miesto v koreni, alebo zvýšeným obsahom živín dodaným rastline.

Čeľaď *Gigasporaceae* produkuje veľké a odolné spóry, ktoré jej pomáhajú v efektívnejšej distribúcii v prostredí. Energetické straty dokáže vykompenzovať získaním uhlíkatých látok z rastliny, ktoré jej opláca tým, že tvorí husté extraradikálne mycélium citlivé na zmeny prostredia. Investíciou do rozvinutého ERM sa zvyšuje objem pôdy, čo môže mať pozitívny vplyv na fixáciu väčšieho množstva fosfátu a amónneho katiónu, či nitrátu a vody. Naopak, zástupcovia čeľade *Acaulosporaceae* dokážu prežívať aj v nepriaznivých podmienkach prostredia vďaka extraradikálnym hýfam odolným voči suchu a značnej dĺžke obdobia perzistencie, no podobne ako *Gigasporaceae* sú málo odolné voči mechanickému poškodeniu.

Záverom by sa dalo zhrnúť, že jednotlivé taxóny AMF ovplyvňujúce výživové a nevýživové účinky na hostiteľa spolu v určitom zmysle spolupracujú, pretože ako celok zabezpečujú komplexnú starostlivosť o rastlinu. Je dôležité si uvedomiť, že schopnosť AMF súčasne kolonizovať viaceré a častokrát aj rôzne druhy rastlín spoločne s možnou kombináciou húb v jednom hostiteľovi, môže zapríčiňovať odlišné efekty na výsledný charakter AM vzťahu, či podobu spoločenstva. Správna aplikácia vedomostí o histórii života oboch partnerov v praxi by mohla pomôcť s riešením ekologických, ale aj poľnohospodárskych otázok.

Použitá literatúra

Abbott, L. K., Robson A. D. "Factors Influencing the Occurrence of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas". *Agriculture, Ecosystems & Environment*, Mycorrizas, 35, č. 2 (1991): 121–50. https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90048-3.

Ågren, G. I., Wetterstedt J. Å M., Billberger M. F. K. "Nutrient Limitation on Terrestrial Plant Growth – Modeling the Interaction between Nitrogen and Phosphorus". *New Phytologist* 194, č. 4 (2012): 953–60. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04116.x.

Aguilar-Trigueros, C. A., Hempel S., Powell J. R., Cornwell W. K., Rillig M. C. "Bridging Reproductive and Microbial Ecology: A Case Study in Arbuscular Mycorrhizal Fungi". *The ISME Journal* 13, č. 4 (2019): 873–84. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0314-7.

Akiyama, K., Ogasawara S., Ito S., Hayashi H. "Structural Requirements of Strigolactones for Hyphal Branching in AM Fungi". *Plant and Cell Physiology* 51, č. 7 (2010): 1104–17. https://doi.org/10.1093/pcp/pcq058.

Allen, M. F. "Influence of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae on Water Movement Through Bouteloua Gracilis (h.b.k.) Lag Ex Steud*". *New Phytologist* 91, č. 2 (1982): 191–96. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1982.tb03305.x.

Azcón, R., Rubio R., Barea J. M. "Selective Interactions between Different Species of Mycorrhizal Fungi and Rhizobium Meliloti Strains, and Their Effects on Growth, N2-Fixation (15N) and Nutrition of Medicago Sativa L." *New Phytologist* 117, č. 3 (1991): 399–404. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00003.x.

Azcón-Aguilar, C., Barea J. M. "Arbuscular Mycorrhizas and Biological Control of Soil-Borne Plant Pathogens – an Overview of the Mechanisms Involved". *Mycorrhiza* 6, č. 6 (1997): 457–64. https://doi.org/10.1007/s005720050147.

Bago, B., Pfeffer, P. E., Zipfel, W., Lammers, P., Shachar-Hill, Y. "Tracking Metabolism and Imaging Transport in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Metabolism and Transport in AM Fungi". *Plant and Soil* 244, č. 1 (2002): 189–97. https://doi.org/10.1023/A:1020212328955.

Bago, B., Zipfel, W., Williams, R. M., Chamberland, H., Lafontaine, J. G., Webb, W. W., Piché, Y. “In vivo studies on the nuclear behavior of the arbuscular mycorrhizal fungus Gigaspora rosea grown under axenic conditions”. *Protoplasma* 203, č. 1 (1998): 1–13. https://doi.org/10.1007/BF01280582.

Barea, J. M., Pozo, M. J., Azcón, R., Azcón-Aguilar, C. “Microbial co-operation in the rhizosphere”. *Journal of Experimental Botany* 56, č. 417 (2005): 1761–1778. https://doi.org/10.1093/jxb/eri197.

Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., Morton, J. B. “Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why: The high diversity of ecologically distinct species of arbuscular mycorrhizal fungi within a single community has broad implications for plant ecology”. *BioScience* 51, č. 11 (2001): 923–31. https://doi.org/10.1641/0006-3568

Boddington, C. L., Dodd. J. C. “Evidence that Differences in Phosphate Metabolism in Mycorrhizas Formed by Species of Glomus and Gigaspora might be Related to Their Life-Cycle Strategies”. *The New Phytologist* 142, č. 3 (1999): 531–38.

Brundrett, M. C. “Coevolution of Roots and Mycorrhizas of Land Plants”. *New Phytologist* 154, č. 2 (2002): 275–304. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x.

Brundrett, M. C. “Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis.” *Plant and Soil* 320, č. 1-2 (2009): 37–77. https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9.

Brundrett, M. C., Tedersoo, L. “Evolutionary History of Mycorrhizal Symbioses and Global Host Plant Diversity”. *New Phytologist* 220, č. 4 (2018): 1108–15. https://doi.org/10.1111/nph.14976.

Cox, G., Sanders, F. “Ultrastructure of the Host-Fungus Interface in a Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza”. *New Phytologist* 73, č. 5 (1974): 901–12. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb01319.x.

Crawford, N. M, Glass, A. D. M. “Molecular and Physiological Aspects of Nitrate Uptake in Plants”. *Trends in Plant Science* 3, č. 10 (1998): 389–95. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01311-9.

Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Ainsaar, L., Ducousso, M., Hiiesalu, I., Jairus, T. *et al.* “Microbial Island Biogeography: Isolation Shapes the Life History Characteristics but Not Diversity of Root-Symbiotic Fungal Communities”. *The ISME Journal* 12, č. 9 (2018): 2211–24. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0196-8.

Declerck, S., D’Or, D., Bivort, C., de Souza, F. A. “Development of Extraradical Mycelium of Scutellospora Reticulata under Root-Organ Culture: Spore Production and Function of Auxiliary Cells”. *Mycological Research* 108, č. 1 (2004): 84–92. https://doi.org/10.1017/S0953756203008761.

Dickson, S. “The Arum–Paris Continuum of Mycorrhizal Symbioses”. *New Phytologist* 163, č. 1 (2004): 187–200. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01095.x.

Dodd, J. C., Boddington, C. L., Rodriguez, A., Gonzalez-Chavez, C., Mansur, I. “Mycelium of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) from Different Genera: Form, Function and Detection”. *Plant and Soil* 226, č. 2 (2000): 131–51. https://doi.org/10.1023/A:1026574828169.

Doehlemann, G., Ökmen, B., Zhu, W., Sharon, A. “Plant Pathogenic Fungi”. *Microbiology Spectrum* 5, č. 1 (2017). https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0023-2016.

Dvořáková, M., Vaněk, T. “Strigolaktony – struktura a funkce v rostlinách”. *Chemické listy* 109, č. 10 (2015): 762–69.

Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Cloos, A. J., Strahan, G. E., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T., Bücking, H. “Fungal Nutrient Allocation in Common Mycorrhizal Networks Is Regulated by the Carbon Source Strength of Individual Host Plants”. *New Phytologist* 203, č. 2 (2014): 646–56. https://doi.org/10.1111/nph.12827.

Garmendia, I., Goicoechea, N., Aguirreolea, J. “Effectiveness of Three Glomus Species in Protecting Pepper (Capsicum Annuum L.) against Verticillium Wilt”. *Biological Control* 31, č. 3 (2004): 296–305. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.04.015.

Genre, A., Ivanov, S., Fendrych, M., Faccio, A., Žárský, V., Bisseling, T., Bonfante, P. “Multiple Exocytotic Markers Accumulate at the Sites of Perifungal Membrane Biogenesis in Arbuscular Mycorrhizas”. *Plant and Cell Physiology* 53, č. 1 (2012): 244–55. https://doi.org/10.1093/pcp/pcr170.

Gianinazzi-Pearson, V., Lemoine, M-C., Arnould, , C., Gollotte, A., Morton, J. B. “Localization of β (1 → 3) Glucans in Spore and Hyphal Walls of Fungi in the Glomales”. *Mycologia* 86, č. 4 (1994): 478–85. https://doi.org/10.1080/00275514.1994.12026439.

Giovannetti, M., Azzolini, D., Citernesi, A. S. “Anastomosis Formation and Nuclear and Protoplasmic Exchange in Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *Applied and Environmental Microbiology* 65, č. 12 (1999): 5571–75. https://doi.org/10.1128/AEM.65.12.5571-5575.1999.

Giovannetti, M., Fortuna, P., Citernesi, A. S., Morini, S., Nuti, M. P. “The Occurrence of Anastomosis Formation and Nuclear Exchange in Intact Arbuscular Mycorrhizal Networks”. *New Phytologist* 151, č. 3 (2001): 717–24. https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x.

Harrison, M. J. “Cellular Programs for Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis”. *Current Opinion in Plant Biology* 15, č. 6 (2012): 691–98. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.08.010.

Hart, M., Klironomos, J. “Colonization of Roots by Arbuscular Mycorrhizal Fungi Using Different Sources of Inoculum”. *Mycorrhiza* 12, č. 4 (2002): 181–84. https://doi.org/10.1007/s00572-002-0169-6.

Hart, M. M., Reader, R. J. “Taxonomic Basis for Variation in the Colonization Strategy of Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *New Phytologist* 153, č. 2 (2002): 335–44. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x.

Hart, M. M., Reader, R. J., Klironomos, J. N. “Life-History Strategies of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Relation to Their Successional Dynamics”. *Mycologia* 93, č. 6 (2001): 1186–94. https://doi.org/10.2307/3761678.

Heijden, M. G. A. van der, Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I. R. “Different Arbuscular Mycorrhizal Fungal Species Are Potential Determinants of Plant Community Structure”. *Ecology* 79, č. 6 (1998): 2082–91.

Howard, R. J., Ferrari, M. A., Roach, D. H., Money, N. P. “Penetration of Hard Substrates by a Fungus Employing Enormous Turgor Pressures”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88, č. 24 (1991): 11281–84. https://doi.org/10.1073/pnas.88.24.11281.

Chagnon, P.-L., Bradley, R. L, Maherali, H., Klironomos, J. N. “A Trait-Based Framework to Understand Life History of Mycorrhizal Fungi”. *Trends in Plant Science* 18, č. 9 (2013): 484–91. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001.

Chaudhary, V. B., Nolimal, S., Sosa-Hernández, M. A., Egan, C., Kastens, J. “Trait-Based Aerial Dispersal of Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *New Phytologist* 228, č. 1 (2020): 238–52. https://doi.org/10.1111/nph.16667.

Chen, M., Arato, M., Borhgi, L., Nouri, E., Reinhardt, D. “Beneficial services of arbuscular mycorrhizal fungi – From ecology to application”. *Frontiers in Plant Science* 9 (2018): 1270. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01270.

Cho, K., Toler, H., Lee, J., Ownley, B., Stutz, J. C., Moore, L, J., Augé, R. M. “Mycorrhizal Symbiosis and Response of Sorghum Plants to Combined Drought and Salinity Stresses”. *Journal of Plant Physiology* 163, č. 5 (2006): 517–28. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.05.003.

Jakobsen, I., Hammer, E. C. “Nutrient Dynamics in Arbuscular Mycorrhizal Networks”. V Horton, T. (eds) “*Mycorrhizal Networks*”. *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* 224. Dordrecht: Springer Netherlands (2015). ISBN 978-94-017-7395-9.

Jansa, J., Smith, F. A.,Smith, S. E. “Are There Benefits of Simultaneous Root Colonization by Different Arbuscular Mycorrhizal Fungi?” *New Phytologist* 177, č. 3 (2008): 779–89. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02294.x.

Jasper, D. A., Abbott, L. K., Robson, A. D. “Hyphae of a Vesicular—Arbuscular Mycorrhizal Fungus Maintain Infectivity in Dry Soil, except When the Soil Is Disturbed”. *New Phytologist* 112, č. 1 (1989): 101–7. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00314.x.

Johansen, A., Finlay, R. D., Olsson, P. A. “Nitrogen Metabolism of External Hyphae of the Arbuscular Mycorrhizal Fungus Glornus Intraradices”. *New Phytologist* 133, č. 4 (1996): 705–12. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb01939.x.

Kistner, C., Parniske, M. “Evolution of Signal Transduction in Intracellular Symbiosis”. *Trends in Plant Science* 7, č. 11 (2002): 511–18. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02356-7.

Kivlin, S. N., Hawkes, C. V., Treseder, K. K. “Global Diversity and Distribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *Soil Biology and Biochemistry* 43, č. 11 (2011): 2294–2303. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.012.

Kobae, Y., Hata, S. “Dynamics of Periarbuscular Membranes Visualized with a Fluorescent Phosphate Transporter in Arbuscular Mycorrhizal Roots of Rice”. *Plant and Cell Physiology* 51, č. 3 (2010): 341–53. https://doi.org/10.1093/pcp/pcq013.

Kucey, R. M. N., Janzen, H. H., Leggett, M. E. “Microbially Mediated Increases in Plant-Available Phosphorus”. V Brady, N. C. (eds) “*Advances in Agronomy*” 42. *Academic Press* (1989). https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60525-8.

Kuhn, G., Hijri, M., Sanders, I. R. “Evidence for the Evolution of Multiple Genomes in Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *Nature* 414, č. 6865 (2001): 745–48. https://doi.org/10.1038/414745a.

Kuszala, C., Gianinazzi, S., Gianinazzi-Pearson, V. “Storage Conditions for the Long-Term Survival of AM Fungal Propagules in Wet Sieved Soil Fractions”. *Symbiosis* 30 (2001): https://DalSpace.library.dal.ca//handle/10222/77869.

Levy, Y., Krikun, J. “Effect of vesicular-arbuscular mycorrhiza on Citrus jambhiri water relations”. *New Phytologist* 85 (1980): 25–31. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04444.x.

Luginbuehl, L. H., Oldroyd, G. E. D. “Understanding the Arbuscule at the Heart of Endomycorrhizal Symbioses in Plants”. *Current Biology* 27, č. 17 (2017): 952–63. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042.

Maherali, H., Klironomos, J. N. “Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning”. *Science* 316, č. 5832 (2007): 1746–48. https://doi.org/10.1126/science.1143082.

Marleau, J., Dalpé, Y., St-Arnaud, M., Hijri, M. “Spore development and nuclear inheritance in arbuscular mycorrhizal fungi”. *BMC Evolutionary Biology* 11, č. 1 (2011): 51. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-51.

Masclaux-Daubresse, C., Reisdorf-Cren, M., Pageau, K., Lelandais, M., Grandjean, O., Kronenberger, J., Valadier, M. H., Feraud, M., Jouglet, J., Suzuki, A. “Glutamine Synthetase-Glutamate Synthase Pathway and Glutamate Dehydrogenase Play Distinct Roles in the Sink-Source Nitrogen Cycle in Tobacco”. *Plant Physiology* 140, č. 2 (2006): 444–56. https://doi.org/10.1104/pp.105.071910.

Morton, J. B., Bentivenga, S. P. “Levels of diversity in endomycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes) and their role in defining taxonomic and non-taxonomic groups”. *Plant and Soil* 159, č. 1 (1994): 47–59.

Morton, J. B., Koske, R. E., Stürmer, S. L., Bentivenga, S. P. “Mutualistic Arbuscular Endomycorrhizal Fungi”. *Biodiversity of Fungi*, Elsevier, (2004): 317–36 https://doi.org/10.1016/B978-012509551-8/50018-0.

“Mycorrhiza | Definition of Mycorrhiza by Merriam-Webster”. Cit. 15.4.2021. https://www.merriam-webster.com/dictionary/mycorrhiza.

Newman, E. I., Devoy, C. L. N., Easen, N. J., Fowles, K. J. “Plant Species That Can Be Linked by VA Mycorrhizal Fungi”. *New Phytologist* 126, č. 4 (1994): 691–93. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02963.x.

Newsham, K. K., Fitter, A. H., Watkinson, A. R. “Multi-Functionality and Biodiversity in Arbuscular Mycorrhizas”. *Trends in Ecology & Evolution* 10, č. 10 (1995): 407–11. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89157-0.

Oehl, F., Alves da Silva, G., Goto, B. T., Costa Maia, L., Sieverding, E. “Glomeromycota: Two New Classes and a New Order”. *Mycotaxon* 116, č. 1 (2011): 365–79. https://doi.org/10.5248/116.365.

Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., Alves da Silva, G. “Advances in Glomeromycota Taxonomy and Classification”. *IMA Fungus* 2, č. 2 (2011): 191–99. https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.10.

Oehl, F., Alves da Silva, G., Goto, B. T., Sieverding, E. “Glomeromycota: Three New Genera and Glomoid Species Reorganized”. *Mycotaxon* 116, č. 1 (2011): 75–120. https://doi.org/10.5248/116.75.

Ojala, J. C., Jarrell, W. M., Menge, J. A., Johnson, E. L. V. “Influence of Mycorrhizal Fungi on the Mineral Nutrition and Yield of Onion in Saline Soil1”. *Agronomy Journal* 75, č. 2 (1983): 255–59. https://doi.org/10.2134/agronj1983.00021962007500020023x.

Oliveira, R. S., Castro, P. M. L., Dodd, J. C., Vosátka, M. “Different Native Arbuscular Mycorrhizal Fungi Influence the Coexistence of Two Plant Species in a Highly Alkaline Anthropogenic Sediment”. *Plant and Soil* 287, č. 1–2 (2006): 209–21. https://doi.org/10.1007/s11104-006-9067-6.

Öpik, M., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Moora, M., Davison, J., Kalwij, J. M., Reier, Ü., Zobel, M. “The Online Database MaarjAM Reveals Global and Ecosystemic Distribution Patterns in Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Glomeromycota)”. *New Phytologist* 188, č. 1 (2010): 223–41. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03334.x.

Paszkowski, U., Kroken, S., Roux, C., Briggs, S. P. “Rice Phosphate Transporters Include an Evolutionarily Divergent Gene Specifically Activated in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, č. 20 (2002): 13324–29. https://doi.org/10.1073/pnas.202474599.

Powell, J. R., Parrent, J. L., Hart, M. M., Klironomos, J. N., Rillig, M. C., Maherali, H. “Phylogenetic trait conservatism and the evolution of functional trade-offs in arbuscular mycorrhizal fungi”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276, č. 1676 (2009): 4237–45. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1015.

Providencia, I. E. De La, De Souza, F. A., Fernández, F., Delmas, N. S., Declerck, S. “Arbuscular Mycorrhizal Fungi Reveal Distinct Patterns of Anastomosis Formation and Hyphal Healing Mechanisms between Different Phylogenic Groups”. *New Phytologist* 165, č. 1 (2005): 261–71. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01236.x.

Rasmussen, S. R., Füchtbauer, W., Novero, M., Volpe, V., Malkov, N., Genre, A., Bonfante, P., Stougaard, J., Radutoiu, S. “Intraradical Colonization by Arbuscular Mycorrhizal Fungi Triggers Induction of a Lipochitooligosaccharide Receptor”. *Scientific Reports* 6, č. 1 (2016): 29733. https://doi.org/10.1038/srep29733.

Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B., Walker, C. "An Evidence-Based Consensus for the Classification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (Glomeromycota)". *Mycorrhiza* 23, č. 7 (2013): 515–31. https://doi.org/10.1007/s00572-013-0486-y.

Roper, M., Pepper, R. E., Brenner, M. P., Pringle, A. "Explosively Launched Spores of Ascomycete Fungi Have Drag-Minimizing Shapes". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, č. 52 (2008): 20583–88. https://doi.org/10.1073/pnas.0805017105.

Ruiz-Lozano, J. M., Azcón, R., Gómez, M. "Alleviation of Salt Stress by Arbuscular-Mycorrhizal Glomus Species in Lactuca Sativa Plants". *Physiologia Plantarum* 98, č. 4 (1996): 767–72. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb06683.x.

Shachar-Hill, Y., Pfeffer, P. E., Douds, D., Osman, S. F., Doner, L. W., Ratcliffe, R. G. "Partitioning of Intermediary Carbon Metabolism in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Leek". *Plant Physiology* 108, č. 1 (1995): 7–15. https://doi.org/10.1104/pp.108.1.7.

Schachtman, D. P., Reid, R. J., Ayling, S.M. "Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell". *Plant Physiology* 116, č. 2 (1998): 447–53. https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447.

Schalamuk, S., Cabello, M. "Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity". *Mycologia* 102, č. 2 (2010): 261–68. https://doi.org/10.3852/08-118.

Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., Chen, W., Fungal Barcoding Consortium. "Nuclear Ribosomal Internal Transcribed Spacer (ITS) Region as a Universal DNA Barcode Marker for Fungi". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, č. 16 (2012): 6241–46. https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109.

Schüβler, A., Schwarzott, D., Walker, C. "A New Fungal Phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and Evolution". *Mycological Research* 105, č. 12 (2001): 1413–21. https://doi.org/10.1017/S0953756201005196.

Sikes, B. A., Cottenie, K., Klironomos, J. N. "Plant and Fungal Identity Determines Pathogen Protection of Plant Roots by Arbuscular Mycorrhizas". *Journal of Ecology* 97, č. 6 (2009): 1274–80. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01557.x.

Sikes, B. A., Powell, J. R., Rillig, M. C. “Deciphering the Relative Contributions of Multiple Functions within Plant–Microbe Symbioses”. *Ecology* 91, č. 6 (2010): 1591–97. https://doi.org/10.1890/09-1858.1.

Simard, S. W., Durall, D. M. “ Mycorrhizal Networks: A Review of Their Extent, Function, and Importance”. *Canadian Journal of Botany* 82, č. 8 (2004): 1140–65. https://doi.org/10.1139/b04-116.

Smith, S. E., Read, D. J. “*Mycorrhizal Symbiosis*”. 3. vyd., Repr. Amsterdam: Elsevier/Acad. Press (2009). ISBN 978-0-12-370526-6.

Smith S., Gianinazzi-Pearson V. “Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants”. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39 (1988): 221–244. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.39.060188.001253.

Smith, S. E., Smith, F. A., Jakobsen, I. “Mycorrhizal Fungi Can Dominate Phosphate Supply to Plants Irrespective of Growth Responses”. *Plant Physiology* 133, č. 1 (2003): 16–20. https://doi.org/10.1104/pp.103.024380.

Spatafora, J. W., Chang, Y., Benny, G. L., Lazarus, K., Smith, M. E., Berbee, M. L., Bonito, G. *et al*. “A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data”. *Mycologia* 108, č. 5 (2016): 1028–46. https://doi.org/10.3852/16-042.

Tedersoo, L., Brundrett, M. C. “Global Diversity and Importance of Mycorrhizal and Nonmycorrhizal Plants”. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis* 230. Ecological Studies. Cham: Springer International Publishing (2017): 533–56. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_21.

Tommerup, I. C. “Spore Dormancy in Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi”. *Transactions of the British Mycological Society* 81, č. 1 (1983): 37–45. https://doi.org/10.1016/S0007-1536(83)80201-0.

Treseder, K. K. “Nutrient Acquisition Strategies of Fungi and Their Relation to Elevated Atmospheric CO2”. *The Fungal Community*, 3. vyd. CRC Press (2005). ISBN 978-0-429-11640-7.

Treseder, K. K., Allen, M. F. “ Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO2 and nitrogen deposition”. *New Phytologist* 147, č. 1 (2000): 189–200. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00690.x.

Walker, C. “Systematics and taxonomy of the arbuscular endomycorrhizal fungi (Glomales)- a possible way forward”. *Agronomie* 12, č. 10 (1992): 887–97.

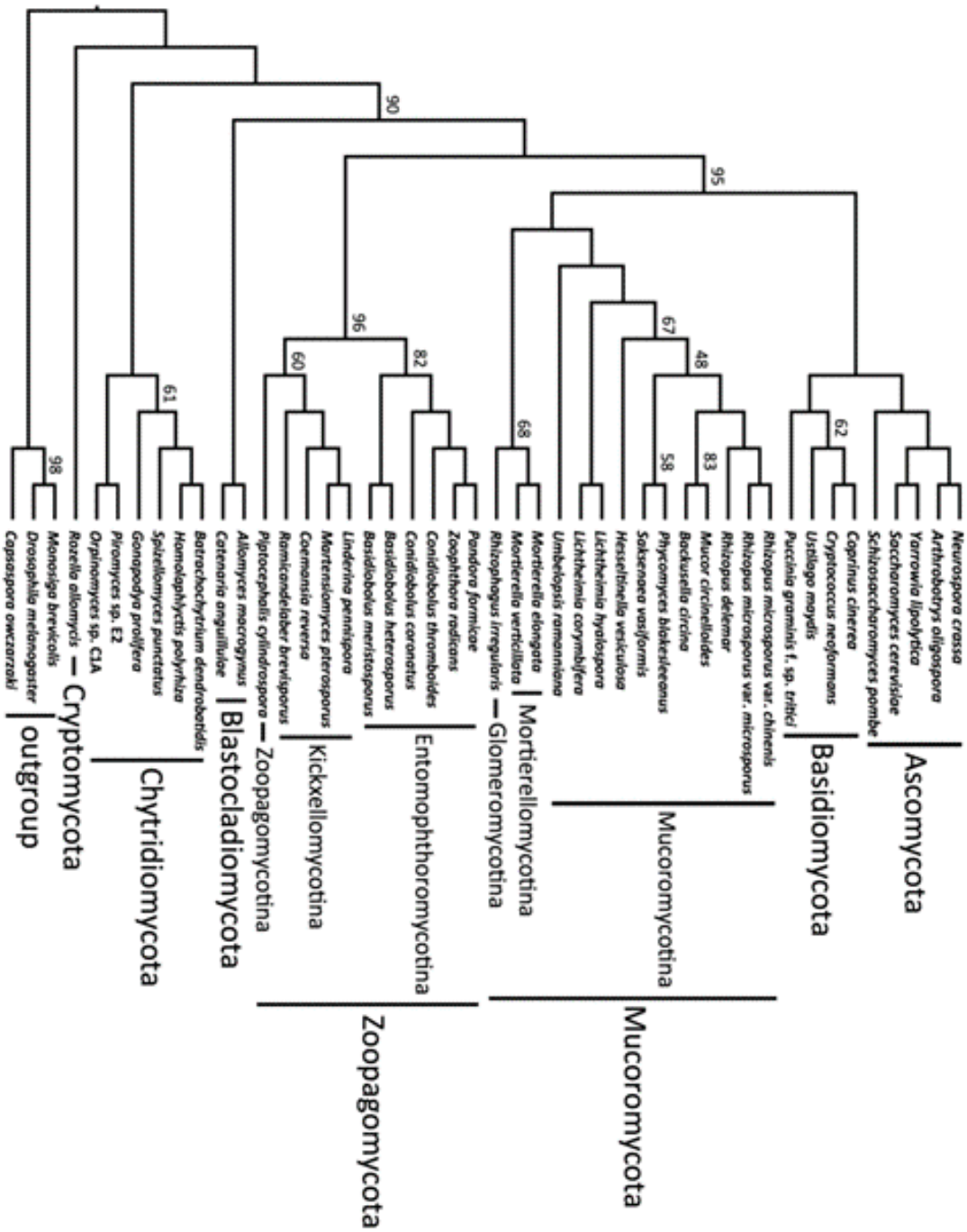
Wang, W., Shi, J., Xie, Q., Jiang, Y., Yu, N., Wang, E. “Nutrient Exchange and Regulation in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis” *Molecular Plant* 10, č. 9 (2017): 1147–54. https://www.cell.com/molecular-plant/pdf/S1674-2052(17)30228-9.pdf.

Warner, N. J., Allen, M. F., MacMahon, J. A. “Dispersal Agents of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi in a Disturbed Arid Ecosystem”. *Mycologia* 79, č. 5 (1987): 721–30. https://doi.org/10.1080/00275514.1987.12025452.

Wright, S. F., Upadhyaya, A., Buyer, J. S. “Comparison of N-linked oligosaccharides of glomalin from arbuscular mycorrhizal fungi and soils by capillary electrophoresis”. *Soil Biology and Biochemistry* 30, č. 13 (1998): 1853-1857. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00047-9.

Zhang, B., Li, S., Chen, S., Ren, T., Yang, Z., Zhao, H., Liang, Y., Han, X. “Arbuscular Mycorrhizal Fungi Regulate Soil Respiration and Its Response to Precipitation Change in a Semiarid Steppe”. *Scientific Reports* 6, č. 1 (2016): 19990. https://doi.org/10.1038/srep19990.

A Prílohy

A.1 Fylogenetický strom ríše huby

Fylogenetický strom popisujúci ríšu húb so zaradením pododdelenia *Glomeromycotina* v rámci oddelenia *Mucoromycota* (Spatafora *et al.* 2016).